AMEA-nın Xəbərləri (biologiya və tibb elmləri), cild 68, №2, səh. 115-120 (2013)

Полиэмбриония У Гибридов Пшенично-Ржаного Амфиплоида ABDR (2n=42)

С. П.Мехтиева

Институт генетических ресурсов НАНА, проспект Азадлыг, 155, Баку AZ1106, Азербайджан;
E-mail: mora-kasper@rambler.ru

Изучено проявление полиэмбрионии в гибридных комбинациях пшенично-ржаного амфиплоидаABDR с тетраплоидными пшеницами (*T.dicoccum var. rufum, T.paleocolchicum* Men.), гексаплоидными пшеницами (*Безостая 1, Грекум 75/50, T. aestivum var. velutinum, T. macha* Dek. et Men.) и тритикале разной плоидности (4х/6х/8х). Спонтанно возникающие полиэмбрионы разного морфотипа (моно-, сросшиеся и поликолеоптильные близнецовые пары) были выделены, начиная со второго, третьего и четвертого поколений. Частота полиэмбрионии была высокой в гибридных комбинациях ABDR с гексаплоидными пшеницами, за исключением комбинации ABDRx Безостая 1, которая отличилась тенденцией к элиминации хромосом R и D геномов. Среди гибридных комбинаций ABDR с тритикале разной плоидности, полиэмбрионы наблюдались только в комбинации ABDRс тетраплоидной тритикале.

Ключевые слова: *полиэмбриония, амфиплоид, половая гибридизация, гибридные комбинации, апомиксис*

ВВЕДЕНИЕ

Явление полиэмбрионии (многозародышевости) наблюдается приблизительно у 244 видов из 140 родов покрытосеменных растений (Ganeshaiahet al., 1991), однако это явление до сих пор не вовлечено в селекционный процесс из-за низкой частоты встречаемости. Но получение наследственно закреплённых многозародышевых форм растений, проявляющих 100% многозародышевость, могло бы привести как к повышению и улучшению кормовых и пищевых качеств семян, так и к понижению нормы посева при сохранении обычной густоты стояния и тем самым экономии части посевного материала (Селиванов, 1983). Хотя многие исследователи обращают внимание на факторы, индуцирующие или влияющие на частоту полиэмбрионии, её морфофизиологические и генетические причины неизвестны, в основном, из-за значительного разнообразия механизмов, составляющих её процессы, и трудностей использования традиционных методов генетического анализа по отношению к этому признаку (Батыгина, 2000). Развитие дополнительных зародышей может быть индуцировано как влиянием различных экзогенных факторов, так и может являться фенотипическим проявлением ядерно-цитоплазматических взаимодействий у генотипов гибридного происхождения (Tsunewaki and Mukai, 1990; Першина и др., 2007). Также, полиэмбриония может контролироваться одним только ядерным геномом (Демихова, 2012), возникая в результате полиплоидизации, хромосомных перестроек и мутаций (Батыгина и Виноградова, 2007).

Целью нашего исследования явилось установление частоты спонтанно возникающих полиэмбрионов, цитогенетических и морфологических типов последних в ряду самоопылённых линий, полученных от комбинаций скрещивания типа *тритикале ABDR х 4х/6х пшеница*, а также *тритикале ABDR х 4х/6х/8х тритикале*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве исходного материала для выявления и отбора полиэмбрионов взяты семена со всех растений первого и последующих поколений (F_2 -F_5) , полученные от скрещиваний тритикале *ABDR*(2n=6x=42, геномAABBD/R) с тетраплоидными видами пшеницы *T.dicoccum var. rufum* (2n=4x=28, геномAABB) и *T.paleocolchicumMen.*(2n=4x=28, геномAABB), с сортом мягкой пшеницы *Безостая 1* и с местным сортом мягкой пшеницы *Грекум 75/50* (2n=6x=42, геном AABBDD), гексаплоидным видом пшеницы *T. macha Dek. et Men.* (2n=6x=42, геном AABBDD), разновидностью мягкой пшеницы *T. aestivum var. velutinum* (2n=6x=42, геном AABBDD), синтетическим аналогом мягкой пшеницы *ADS [(T.beoticum x Ae.taushii) x Ae.speltoides]*(2n=6x=42, геном AADDSS) (Аминов, 1990), а также с тритикале

разной плоидности - *4x/6x/8x*. Пшенично-ржаной амфиплоид *ABDR* получен спонтанной диплоидизацией амфигаплоида, созданного скрещиванием синтетической пшеницы *ABD (T. durum x Ae. squarrosa)* с сорно полевой рожью *Secale cereale ssp. segetale* (2n=2x=14, геномRR) (Аминов и Мамедов, 1991).

Кастрацию колосьев проводили по общепринятой методике. Кастрированные колосья опыляли методом ограниченно-свободного опыления. Отбор гибридного материала во всех перечисленных комбинациях скрещивания проводился по методу Педигри.

Для выделения полиэмбрионов, семена замачивали на 12 часов в водопроводной воде и проращивали в течение трёх суток в термостате при температуре 27ºC. Выявление полиэмбрионов проводили на 4-й день после начала проращивания, когда высота колеоптиле достигала 3-5см. Частоту встречаемости полиэмбрионов рассчитывали по отношению к общему числу проросших зерновок. В статье приведены данные частоты встречаемости полиэмбрионовдля поздних поколений гибридных комбинаций (F_4–F_5), когда материал относительно стабилизировался.

Подсчёт числа хромосом у растений, выращенных как из многозародышевых, так и однозародышевых зерновок, проводили в метафазных пластинках на ацетокарминовых давленых препаратах. С этой целью, кончики корешков были обработаны в ледяной воде в течение 24 часов, а затем фиксированны в растворе Карнуа (3:1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Литературные данные свидетельствуют о том, что семена, прорастающие несколькими ростками, чаще встречаются в первом, втором и третьем гибридных поколениях (Нежевенко и Шумный, 1970). В нашем материале, все проростки F_1были одноростковыми. При проращивании зерновок, завязавшихся при самоопылении, начиная с F_2,F_3 и F_4 в комбинациях скрещивания типа *ABDRx 4x тритикале*, *ABDRx 6x пшеница* и *ABDRx 4x пшеница*, соответственно, наряду с развитием одноростковых проростков обнаружено развитие двух- и трёхростковых близнецов (Рис. 1).При этом, появление полиэмбрионов в F_2 наблюдалось только в комбинации скрещивания *ABDRx 4x тритикале*, а в двух комбинациях *ABDRx 6x тритикале* и в комбинации *ABDRx 8x тритикале* полиэмбрионы не были выявлены ни в ранних (F_1 – F_3), ни в поздних (F_4 –F_5) поколениях. Согласно литературным данным (Лапченко и Бовкис, 1971), обнаруженные и выделенные в нашем материале, проростки морфологически можно разделить на следующие типы:

1. Полиэмбрионы с общим колеоптилем;
2. Полиэмбрионы со сросшимся колеоптилем;
3. Полиэмбрионы с раздельным колеоптилем.

Первый тип полиэмбрионов также называют моноколеоптильными, а остальные два относят к поликолеоптильной группе. В комбинации скрещивания *ABDRx 4x тритикале*, наблюдались как моноколеоптильные, так и поликолеоптильные полиэмбрионы с частотой встречаемости 4% у F_5 (таблица 1). Среди поликолеоптильной группы встречались как двойни, так и близнецы тройни, с хорошо развитыми проростками. Были определены также и цитогенетические типы полиэмбрионов. Так, все найденные моноколеоптильные полиэмбрионы, также как и поликолеоптильные были дипло-дипло типа в случае двоен близнецов и дипло-дипло-дипло типа в случае троен близнецов, т.е. они все, как и одноростковые проростки имели диплоидное число хромосом 2n=28.

В отличие от комбинации *ABDRx 4x тритикале,* в комбинации скрещивания *ABDRx 6x пшеница* полиэмбрионы, как моноколеоптильные, так и поликолеоптильные, начали выявляться в F_3 . Все диплоидно – диплоидные двойни в F_5, за исключением одного, в скрещивании типа *ABDRx 6x пшеница* были гексаплоидными, с частотой встречаемости от 2 до 10%. При этом было отмечено, что проростки близнецов троенпоследнего типа скрещивания, в отличие от первого, в сильной степени различались по скорости прорастания и в дальнейшем при вегетации сильно или же полностью отставали в развитии, не доходя до фазы колошения в полевых условиях. Тройни близнецы от типа скрещивания *ABDRx 4x тритикале* были хорошо развиты, с одинаковой скоростью прорастания, с некоторым отставанием одного из них и в дальнейшем в полевых условиях доходили до фазы колошения. Все диплоидно – диплоидные двойни в комбинациях *ABDRx 4x тритикале* и *ABDRx 6x пшеница* также различались по морфологическим признакам, при этом в последней комбинации эти различия широко варьировали. Так, различия у двоен близнецов в последней комбинации были по высоте, толщине проростков, по направлению корешков, колеоптиле и окраске последнего, а также по скорости прорастания как проростков, составляющих одну близнецовую пару, так и близнецовых пар, принадлежащих одной линии. Исходя из этого, различие в развитии близнецовых пар в нашем опыте, вряд ли можно объяснить только конку-

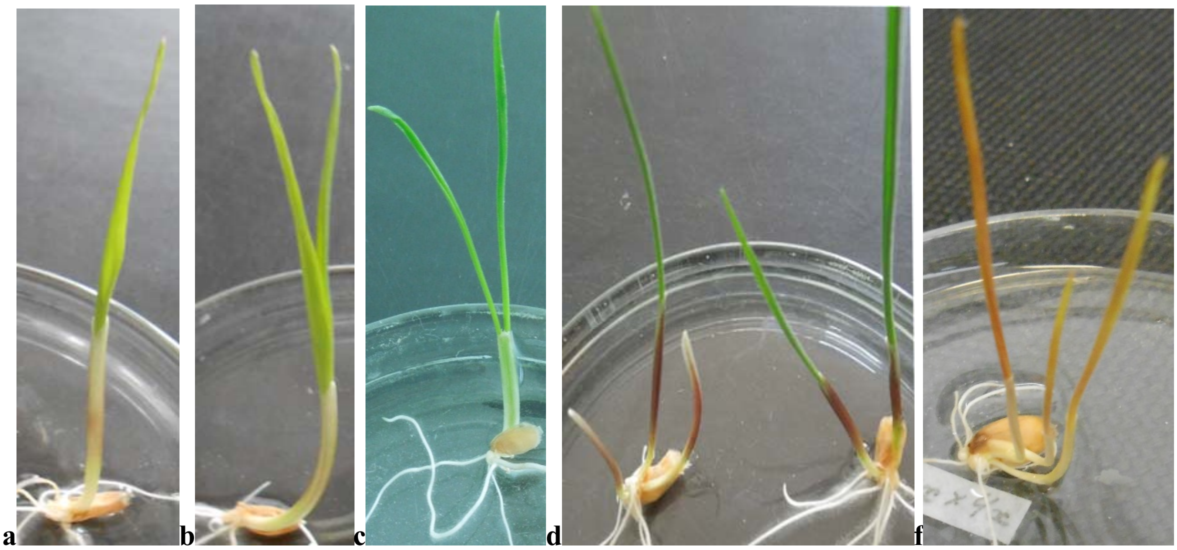


Рис. 1.a - одноростковое растение; **b** - близнецы-двойни с общим колеоптилем; **c** - близнецы-двойни со сросшимся колеоптилем; **d, f**- близнецы-двойни и -тройни с независимо развитым колеоптилем.

Таблица 1. Сравнительная характеристика и частота образования полиэмбрионов у F_4 и F_5 гибридов пшенично-ржаного амфидиплоида ABDR (2n=42)

Комбинация скрещивания	Поколение или № линии	Число проростков	Число полиэмбрионов	Тип полиэмбрионов		Частота полиэмбрионии (%)
				2n-2n	2n-2n-2n	
ABDR x Безостая 1	F_5*	865	-	-	-	-
ABDR x Грекум 75/50	948**	64	5	5	-	7.8
ABDR x *T.macha*	815***	88	4	4	-	4.5
	816	100	5	5	-	5
ABDR x *T. aestivum*	905	120	5	5	-	4.2
	908	180	19	17	2	10.5
	982	100	2	2	-	2
ABDR x ADS	960	97	4	4	-	4
ABDR x *T.dicoccum*	26	467	1	1	-	0.2
ABDR x *T. paleocolchicum*	F_4	500	-	-	-	-
ABDR x 8x тритикале	F_5	600	-	-	-	-
ABDR x ПРАГ-204	F_5	1500	-	-	-	-
ABDR x 6x тритикале	F_5	200	-	-	-	-
ABDR x 4x тритикале	985	150	8	6	2	

* - были пророщены зерновки со всех линий указанных поколений;
** - пророщены зерновки со всех линийF_5, но указаны линии, проявляющие способность к полиэмбрионии;
*** - приводимые здесь линии не являются растениями, выросшими из семян близнецовых растений.

ренцией между ними. Также были обнаружены близнецы, как с единственным общим корнем, так и с самостоятельными корнями. Нами было обнаружено также срастание корешков у некоторых одноростковых и одного близнецового проростков, принадлежащих только склонным к полиэмбрионии линиям комбинации типа *ABDRx 6x пшеница*. Исходя из литературных данных (Бурмакина и Железнов, 1976), в случае близнецов с единственным общим корнем, предполагают, что проростки развиваются из одного зародышевого мешка, а увеличение числа зародышей происходит за счёт расщепления зиготы на две или более доли. Дипло-дипло двойни, у которых проростки различаются по величине, хорошо отделены друг от друга и имеют самостоятельные корни, могут произойти различными путями. Примечателен тот факт, что все растения из комбинации *ABDRx 6x пшеница,* также как и из комбинации *ABDRx 4x тритикале,* которые обнару-



Рис. 2. Морфотипы колосьев у гибридных линий скрещивания типа *ABDRx 6x пшеница*, проявляющих способность к полиэмбрионии: **a**- #815; **b**- #816; **c**- #905;**d**- #908; **f**- #948; **g**- #960; **h**- #982

живали многозародышевые семена, стабильно передавали эту способность к полиэмбрионии в ряду последующих поколений, что является доказательством того, что признак контролируется генетически. При этом все растения, среди семян которых обнаруживались полиэмбрионы, всегда имели фенотиптритикале (Рис. 2). Среди пророщенных семян у гибридных растений с пшеничным морфотипом не оказалось ни одного полиэмбриона. Но, при этом, склонность к полиэмбрионии проявилось лишь умалой части линий с фенотипом тритикале. Так, например, у комбинации *ABDRxT. aestivumvar. velutinum,* обладающей широким спектром формообразования, только 1/10 часть от общего числа линий с фенотипом тритикале проявила склонность к данному признаку. Также, следует отметить, что появление полиэмбрионов наблюдалось во всех четырёх комбинациях скрещиваний типа *ABDRx 6x пшеница*, за исключением комбинации *ABDR x Безостая 1*, которая отличилась от других комбинаций тенденцией к элиминации, как ржаных хромосом, так и хромосом D-генома. Как известно, гексаплоидные пшеницы, за небольшим исключением, проявляют большую склонность к полиэмбрионии, чем тетраплоидные. Причём отмечается более высокая частота полиэмбрионии у сортов мягкой пшеницы, полученных путём массового отбора, в отличие от сортов, выведенных методом сложной ступенчатой гибридизации, к каким и относится *Безостая 1* (Зайкина, 1978), которая и была включена в гибридизацию в нашем материале.

Самое малое количество полиэмбрионов наблюдалось в комбинации скрещивания типа *ABDRx 4x пшеница.* В линиях этого типа скрещиваний был обнаружен всего один полиэмбрион в комбинации *ABDRxT.dicoccum var. rufum*. У этого близнеца двойни дипло-дипло типа (2n=28) один проросток в отличие от другого был полностью лишён колеоптила. Линии этого типа скрещиваний также характеризовались тенденцией к элиминации ржаных хромосом.

Отсутствие полиэмбрионов в комбинациях с тенденцией к элиминации ржаных хромосом, а также встречаемость их только в линиях растений с фенотипом тритикале, даёт основание предполагать о некотором влиянии ржаного хроматина на способность к полиэмбрионии. В литературе имеются сведения об эффекте хромосом ржи 1R и 3Rна проявление признаков полиэмбрионии в гибридных комбинациях (Першина и др., 2007). Согласно литературным данным (Канделаки, 1977; Gupta and Priyadarshan, 1982), спонтанно возникшие амфидиплоиды, к которым относится и *ABDR* могут проявлять склонность к апомиксису. Учитывая генетическую связь многозародышевости и апомиксиса, появление близнецов, в нашем материале, могло быть обусловлено также наличием склонности материнской формы *ABDR* к апомиксису.

ЛИТЕРАТУРА

Аминов Н.Х.(1990) Ph- ген и мейоз у отдаленных гибридов пшеницы. Второе Всесоюзное совещание «Генетика развития». *Тезисы докладов.* Ташкент, **2:** 14-15.

Аминов Н.Х., Мамедов А.Р. (1991) Некоторые особенности трёхродовых гибридов (*TriticumxAegilops*) x*Secale*. Материалы VI съезда генетиков и селекционеров Азербайджана. Баку: Элм, с. 26.

Батыгина Т.Б. (2000) Генетическая гетерогенность семян. Эмбриология цветковых растений. Т. Системы репродукции / *Под ред. Т.Б. Батыгиной.* СПб.: Мир и семья, с. 401–403.

Батыгина Т.Б., Виноградова Г.Ю. (2007) Феномен полиэмбрионии. Генетическая гетерогенность семян. Онтогенез, **38(№3):** 166-191.

Бурмакина Н.В., Железнов А.В. (1976) О спонтанной полиэмбрионии у некоторых сортов мягкой пшеницы. В кн.: Апомиксис и его значение для эволюции и селекции. Тр./ Биол. Ин-т Сиб. отд. АН СССР. Новосибирск, **вып. 30:** 220-225.

Демихова Д.С. (2012) Полиэмбриония у растений: отбор и наследственность. Тезисы докл. II (X) Международной Ботанической Конференции молодых ученых. Санкт-Петербург: СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 133 с.

Зайкина Т.Ф. (1978) Встречаемость полиэмбрионии у яровой мягкой и твёрдой пшеницы. В кн.: Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов: Сарат. ГУ, **вып. 4:** 38-39.

Канделаки Г.В. (1977) Формы апомиксиса у некоторых культурных растений семейства *Poaceae*. Из кн.: Цитогенетические основы селекции растений. Новосибирск.

Лапченко Г.Д., Бовкис Е.Н. (1971) Полиэмбриония у пшенично-пырейных гибридов (2*n* = 42) и (2*n* = 56). Генетика*,* **7(№ 7):** 17-22.

Нежевенко Г.И., Шумный В.К. (1970) Близнецовый метод получения гаплоидных растений. Генетика, **6(№1):** 173-180.

Першина Л.А., Раковцева Т.С., Белова Л.И.и др. (2007) Влияние хромосом ржи *Secale cereale* L. 1R и 3R на появление полиэмбрионии в гибридных комбинациях между аллоплазматическими рекомбинантными линиями (*Hordeum* L.)–*Triticum aestivum* L. и пшенично-ржаными замещенными линиями *Triticum aestivum* L./*Secale cereale* L. Генетика*,* **43(№7):** 955-962.

Селиванов А.С.(1983) Многозародышевость семян и селекция. Изд-во Саратовского ун-та, **Ч. 1:** 81 с.

Ganeshaiah K. N., Uma Shaanker R., Joshi N.V. (1991) Evolution of polyembryony: Consequences to the fitness of mother and offspring. J Genet., **70:** 103-127.

Tsunewaki K., Mukai Y. (1990) Wheat haploids through the Salmon method. Biotechnology in Agriculture and Forestry. Wheat. Ed. Y.P.S. Bajaj. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, **13:** 460-478.

Gupta P.K., Priyadarshan P.M. (1982) Triticale: present status and future prospects. Advances in Genetics. Ed. E.W.Caspari. New York: Academic Press. Inc., **21:** 256-329.

Buğda-Çovdar Amfiploidi ABDR (2n=42) Hibridlərində Poliembrioniyanın Təzahürü

S.P.Mehdiyeva

AMEA Genetik Ehtiyatlar İnstitutu

Buğda-çovdar amfiploidi ABDR ilə tetraploid buğdaların (*T. dicoccum* var. *rufum, T. paleocolchicum* Men.), heksaploid buğdaların (*Bezostaya 1, Qrekum 75/50, T. aestivum* var. *velutinum, T. macha* Dek. et Men.) və müxtəlif ploidlik səviyyəsinə (4x/6x/8x) malik tritikalelərin hibrid kombinasiyalarında poliembrioniyanın (çoxrüşeymliliyin) təzahürü öyrənilmişdir. İkinci, üçüncü və dördüncü nəsillərdə müxtəlif morfotiplərə (mono-, bitişik və polikoleoptil əkiz cütlükləri) malik olan spontan poliembrionlar müşahidə edilmişdir. Poliembrionların rast gəlmə tezliyi, R və D genomlarının xromosomlarının eliminasiyasına tendensiyalı ABDR ilə Bezostaya 1 kombinasiyası istisna təşkil etməklə, ABDR ilə heksaploid buğdaların hibrid kombinasiyalarında daha yüksək olmuşdur. ABDR ilə müxtəlif ploidliyə malik tritikalelərlə olan hibrid kombinasiyalarında poliembrionlar yalnız ABDR ilə tetraploid tritikaleyə aid kombinasiyada müşahidə edilmişdir.

Açar sözlər: *poliembrioniya, amfiploid, cinsi hibridləşmə, hibrid kombinasiyaları, apomiksis*

Polyembryony In Hybrids Of Wheat-Rye Amphyploid ABDR (2n=42)

S.P.Mehdiyeva

Institute of Genetic Resources, ANAS

The polyembryony was studied in hybrid combinations of wheat-rye amphidiploid ABDR with tetraploid wheats (*T.dicoccum var. rufum, T.paleocolchicum Men.*), hexaploid wheats (*Bezostaya 1, Грекум 75/50, T. aestivum var. velutinum, T. macha Dek. et Men.*) and triticales of different ploidy levels (4x/6x/8x). The spontaneous polyembrions of different morphotypes (mono-, merged- and polycoleptiled twin pairs) were isolated starting from F_2, F_3 and F_4 generations. The highest frequency of occurrence for polyembrions was observed in hybrid combinations between ABDR and hexaploid wheats, exept the combination of ABDR with Bezostaya 1, which was differentiated from others by tendency of stabilization of the genome at the tetraploid level by elimination of both R and D genome chromosomes. Among hybrid combinations of ABDR with triticales of different ploidy, the polyembrions were observed only in combination of ABDR with tetraploid triticale.

Key words: *polyembryony, amphidiploid, sexual hybridization, hybrid combinations, apomixes*